

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE. — 1928

ÉTUDES SUR QUELQUES
AMPHIBIENS
ET REPTILES FOSSILES

PAR

JEAN PIVETEAU

(DEUXIÈME MÉMOIRE)

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

120, Boulevard Saint-Germain, 120

ANNALES DE PALÉONTOLOGIE, t. XVII, 1928.

3*

ÉTUDES SUR QUELQUES AMPHIBIENS ET REPTILES FOSSILES

PAR
Jean PIVETEAU
(Deuxième mémoire.)

UN AMPHIBIEN STÉGOCÉPHALE DU TRIAS DE LUNÉVILLE

HISTORIQUE ET CONDITIONS DE GISEMENT

Les restes d'Amphibiens stégocéphales, assez nombreux en France pendant la période permo-carbonifère, deviennent, avec les temps triasiques, d'une extrême rareté. Les points qui pourraient être fossilifères sont masqués par les terrains plus récents et c'est seulement en un petit nombre de régions privilégiées que l'on a recueilli quelques traces, d'ailleurs bien fragmentaires, de cette faune du Trias. Parmi ces régions, les environs de Lunéville sont les plus favorisés. H. von Meyer (1), puis Gervais (2), ont décrit, comme provenant de gisements situés non loin de cette ville, des restes de Stégocéphales auxquels le premier de ces auteurs a attribué les noms de *Xestorhytias*, *Menodon*, *Odontosaurus* et *Labyrinthodon*. Mais le mauvais état de conservation de ces pièces ne permet pas de se faire une idée nette de leur position systématique, et nous n'avons avec elles aucune indication précise sur la faune qui peuplait au Trias les lagunes lorraines.

Il n'en est pas de même des restes fossiles entrés il y a quelques années au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, et dont l'étude fait l'objet du présent mémoire.

En 1919, M. Salmon, banquier à Paris, offrait au Laboratoire de Paléontologie une série d'ossements et de plaques dermiques provenant du bois de Bénamont (Nord de Lunéville), au lieu dit la « Patte d'oie de Bathelémont ».

Des travaux de terrassement, exécutés en 1917 pour des ouvrages militaires, avaient mis à jour, en ce point, environ deux cents fragments fossiles, enfouis à près de 3^m,50 de profondeur. Mon maître, M. le Professeur Boule, a bien voulu me con-

(1) H. VON MEYER, Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes mit rücksicht auf die Saurier aus buntem sandstein und keuper, 1847-1855.

(2) P. GERVAIS, Zoologie et Paléontologie françaises, 2^e édit., Paris, 1859, p. 506.

fier l'étude de ces documents; je lui en exprime ma très vive gratitude. Je remercie également M. le professeur Watson, de l'*University College de Londres*, qui, par ses très précieuses indications, m'a permis de comprendre ces restes fossiles.

N'ayant pas vu le gisement, je me bornerai à en fixer, d'après les tracés de la carte géologique, l'âge approximatif (1).

Le bois de Bénamont recouvre une colline constituée par le Trias, avec, à son sommet, un lambeau de Lias. Le Lias se présente sous un faciès calcaire ou gréseux, tandis que le Trias est formé de marnes argileuses friables, montrant par places des filets de gypse et des nodules de dolomie. La gangue, encore adhérente à certaines pièces, conduit à attribuer au Trias, plus précisément au Keuper, le point fossilifère.

Certains des échantillons recueillis sont jaunâtres, d'autres bleus ou noirs. Cette variété de teintes est due au degré d'oxydation et ne prouve pas que les restes fossiles proviennent d'assises différentes. Les indications données par l'auteur de la découverte s'opposent d'ailleurs à cette interprétation.

DESCRIPTION DES RESTES FOSSILES

Les débris recueillis comprennent surtout des vertèbres et des fragments de plaques dermiques; des portions d'os longs ont été également trouvées, ainsi que diverses pièces osseuses qui me paraissent devoir être considérées comme des condyles occipitaux. Les différences de taille très importantes qui séparent des vertèbres appartenant sans nul doute à la même région de la colonne vertébrale, et le grand nombre des condyles occipitaux indiquent la présence de plusieurs individus dans le gisement.

Étude des vertèbres (Pl. V, fig. 4 à 29). — La considération des apophyses transverses permet de les partager en trois groupes :

1° Vertèbres ayant seulement une apophyse transverse à la partie antérieure du centre;

2° Vertèbres ayant deux apophyses transverses, l'une antérieure, l'autre postérieure;

3° Vertèbres dépourvues d'apophyses transverses.

Les vertèbres de la première et de la troisième catégorie sont peu nombreuses; celles de la deuxième sont les plus abondantes. Les traits généraux de la morphologie du corps vertébral sont d'ailleurs les mêmes dans les trois groupes envisagés et la distinction que nous venons de faire ne peut résulter que de la position différente des vertèbres le long de la colonne vertébrale. Il me suffira donc de décrire surtout, et d'interpréter, les vertèbres pourvues de deux apophyses; ce sont elles qui nous donneront la signification de ces restes fossiles.

(1) Voir feuille de Lunéville. Carte géologique détaillée de la France au 1/80 000.

Leurs faces antérieures et postérieures sont légèrement concaves. Le corps, rétréci en son milieu, présente, de chaque côté, deux facettes donnant insertion aux côtes; celles-ci s'articulent entre le corps d'une vertèbre et le corps de la suivante. Dans les vertèbres de grande taille, une crête osseuse bien détachée réunit les deux facettes articulaires d'un même côté.

Les apophyses épineuses manquent toujours. Sur toutes les vertèbres on voit distinctement deux paires de facettes pour recevoir l'arc neural, qui est à cheval sur deux centres consécutifs. Le canal neural est profondément creusé.

Les vertèbres des autres catégories ne se distinguent de celles-ci que par l'absence d'une ou des deux apophyses transverses.

F. von Huene a récemment décrit la colonne vertébrale des Amphibiens *Plagiosternum*, *Plagiosaurus* et *Plagiosuchus* (1). La ressemblance avec la forme de Lunéville est d'autant plus frappante que nous nous trouvons en présence d'un type de structure très particulier. Nous reviendrons plus loin sur cette similitude.

Interprétation de ce type de vertèbre. — Les recherches approfondies de Gadow (2), sur la structure de la colonne vertébrale, l'ont conduit à la conception suivante: typiquement, une vertèbre est constituée par quatre paires d'éléments qui se répètent métamériquement le long de la colonne vertébrale. Dans la terminologie de l'auteur, ces éléments sont désignés de la manière suivante:

- 1° une paire de *basidorsalia*;
- 2° une paire de *basiventralia*;
- 3° une paire d'*interdorsalia*;
- 4° une paire d'*intercentralia*.

La première paire est toujours présente et forme l'arc neural; l'une quelconque, quelquefois deux parmi les trois autres, peuvent être supprimées dans un même scléromère.

A quoi peut correspondre le centre des vertèbres que nous venons de décrire? Gadow a montré que les côtes étaient toujours portées par les *basiventralia*; la place de leur insertion, sur nos échantillons, à chaque extrémité du centre, nous conduit à considérer celui-ci comme entièrement formé par les *basiventralia*; les éléments nommés *interdorsalia* et *intercentralia* ont disparu.

Si, abandonnant la terminaison des embryologistes, nous employons la nomenclature généralement adoptée par les paléontologistes, nous dirons que les pleurocentres ont disparu et que le corps vertébral est formé uniquement par l'hypocentre ou intercentre.

Cette structure si particulière de la vertèbre est celle qui se lit sur les figures des divers Plagiosauridés données par F. von Huene; c'est là un caractère fondamental

(1) F. VON HUENE, Beitrage zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias (*Acta Zoologica*, 1922, p. 395-460).

(2) H. GADOW, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota (*Phil. Transact. Royal Soc. London*, vol. 187, 1896, p. 157).

qui va nous permettre, comme nous le montrerons plus loin, d'identifier notre fossile.

On a souvent prétendu que la vertèbre stéréospondyle dérivait de la vertèbre temnospondyle, par fusion des pleurocentres et de l'hypocentre. On invoque généralement, à l'appui de cette hypothèse, une vertèbre de jeune *Mastodonsaurus*, figurée par H. von Meyer et reproduite par Zittel, dans son *Traité de Paléontologie*, qui montre les trois éléments (hypocentre et pleurocentres) encore séparés par des sutures.

L'attribution de cette vertèbre au genre *Mastodonsaurus* n'avait été établie par H. von Meyer qu'avec les plus grandes réserves ; il était donc prématuré d'établir une théorie sur une donnée aussi peu nette.

L'étude des vertèbres de notre Amphibien de Lunéville montre en effet que, dans ce cas au moins, la vertèbre stéréospondyle ne dérive pas de la vertèbre temnospondyle par soudure des pleurocentres à l'hypocentre, mais par disparition des pleurocentres et grand développement de l'hypocentre qui constitue tout le corps vertébral.

Il est possible d'établir ainsi une série morphologique assez nette : les Amphibiens carbonifères du groupe des Embolomères ont des vertèbres où les pleurocentres et l'hypocentre sont de simples disques perforés à peu près de même taille ; la réduction de la partie supérieure de l'hypocentre et de la partie inférieure des pleurocentres conduit aux Amphibiens Rachitomes du Permien ; la disparition des pleurocentres et le développement de l'hypocentre caractérisent les Stéréospondyles du Trias (1).

Étude des plaques dermiques (Pl. V, fig. 33 à 44). — Des plaques dermiques, en petit nombre, accompagnaient les vertèbres. Leur état fragmentaire ne permet pas de les raccorder entre elles ; la plupart paraissent provenir des éléments dermiques de la ceinture scapulaire, et on peut même rapporter quelques-unes de ces pièces, avec beaucoup de probabilité, au cleithrum.

Ces diverses plaques présentent, sur une de leurs faces, de nombreuses granulations, régulièrement disposées, se réunissant quelquefois en lignes ondulées, mais restant le plus souvent sous forme d'aspérités isolées.

Une telle ornementation ressemble beaucoup à celle des os du crâne de certains Poissons du Lias, appartenant à la famille des Sémionotidés, comme *Lepidotus* et *Dapedius* ; quelques Tortues du Secondaire et du Tertiaire montrent, sur la face externe de leur carapace, des granulations semblables ; mais, comme les vertèbres, c'est aux Amphibiens *Plagiosuchus*, *Plagiosternum* et *Plagiosaurus* que font penser ces plaques dermiques.

Autres fragments osseux. — Des vertèbres et des plaques dermiques ne sont pas les seuls indices de l'existence d'un Amphibien stégocéphale dans le Trias de Lunéville.

(1) L'existence d'une telle série a été mise en évidence par Watson dans divers mémoires et en particulier dans : *Stegocephalia of Senekal*, by van Høpen (*Geol. Mag.*, 1916, p. 83).

J'ai reconnu également, parmi les pièces recueillies dans le bois de Bénamont, quelques fragments d'os longs. L'un (Pl. V, fig. 31) me paraît appartenir à l'humérus ; assez fortement tordu autour de son axe, il n'est pas sans rapports avec l'humérus de certains Stéréospondyles. L'autre (fig. 32), qui doit être une extrémité proximale de fémur, offre les mêmes analogies.

Je considère comme des portions de condyles occipitaux une série d'os, arrondis à une extrémité, et dont j'ai fait représenter trois exemplaires (Pl. V, fig. 1, 2 et 3).

POSITION SYSTÉMATIQUE

Quel nom doit-on donner à cette forme de Lorraine? Dès 1865, H. von Meyer (1) figurait, dans sa grande monographie des Reptiles du Muschelkalk, un fragment de plaque dermique provenant du Trias de Lunéville et ressemblant beaucoup aux pièces décrites et représentées ici. En 1902, F. von Huene (2) signalait trois plaques dermiques également trouvées dans le Muschelkalk de Lorraine et qu'il attribuait l'une à un crocodilien, les deux autres à une tortue. Revenant sur cette question dans une importante étude récemment parue (3), il rapporte tous ces fragments au genre nouveau *Plagiosuchus* de la famille des Plagiosauridés. Il décrit en même temps d'une façon très complète les genres voisins *Plagiosaurus* et *Plagiosternum*, relativement abondants dans le Trias d'Allemagne.

Le genre *Plagiosaurus* a été établi par Jaekel (4) sur un crâne déjà décrit par Fraas sous le nom de *Plagiosternum pulcherrimum* et sur divers fragments formant l'espèce *P. depressum*.

Le genre *Plagiosternum* Fraas est très voisin de *Plagiosaurus* et nous est maintenant bien connu grâce aux travaux de F. von Huene.

Si l'on compare les vertèbres et les plaques dermiques que nous venons de décrire aux parties correspondantes de ces deux genres, on voit que la ressemblance de notre fossile est peut-être plus étroite avec *Plagiosaurus* qu'avec *Plagiosternum*. Cela est particulièrement net quand on considère les vertèbres. Le centre vertébral de notre forme est parfaitement ossifié et pourrait être confondu avec un centre vertébral de Reptile. Watson a déjà fait remarquer que la pièce figurée comme vertèbre de *Plagiosaurus* par Jaekel n'était qu'une arcade neurale dont les larges facettes d'articulation indiquaient que l'intercentre correspondant avait un aspect reptilien

(1) H. VON MEYER, Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes, 1847-1854. Voir pl. 62, fig. 4.

(2) F. VON HUENE, Uebersicht über die Reptilien der Trias (*Geol. und Pal. Abhandl.*, Neue Folge, Bd. VI, H. 1, 1902, pl. IV, fig. 1 et pl. VI, fig. 3 et 4).

(3) ID., Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwabischen Trias (*Acta Zoologica*, 1922, p. 395-460).

(4) JAEKEL, Ueber die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt (*Pal. Zeitschrift*, vol. 1, 1914, p. 215).

très prononcé. Cette vue est confirmée par les figures données par F. von Huene et surtout par les pièces représentées ici; le centre de *Plagiosaurus* et celui de notre forme sont identiques et ont un aspect reptilien. La morphologie des éléments dermiques s'accorde également avec l'attribution de notre Amphibien au genre *Plagiosaurus*. C'est à quoi nous nous arrêterons, en reconnaissant que cette désignation générique ne peut être que provisoire, étant donné l'état fragmentaire de nos matériaux. Et c'est aussi cette rareté des documents qui nous fait écarter toute dénomination spécifique.

Les genres *Plagiosaurus*, *Plagiosternum* et *Plagiosuchus* forment avec divers types trouvés hors d'Europe (*Brachyops*, *Batrachosuchus*) une famille homogène et parfaitement délimitée, celle des *Plagiosauridés*, dont on peut donner la diagnose suivante :

Amphibiens stéréospondyles à crâne court et de forme parabolique. Orbites, de taille moyenne ou très bien développées, placées à l'avant du crâne. Ptérygoïdes incurvés, de telle sorte que le palais est en forme d'auge.

Centres vertébraux formés entièrement par les hypocentres ou intercentres, ayant un aspect reptilien; arcs neuraux à cheval sur deux centres consécutifs.

REMARQUES GÉNÉRALES SUR LA FAMILLE DES PLAGIOSAURIDÉS

Affinités. — Les matériaux recueillis dans le Trias de Lunéville ne permettent pas d'envisager, sous un aspect nouveau, le problème des affinités de cette famille. Je me bornerai donc à résumer les diverses opinions émises et indiquerai celle qui, dans l'état actuel de nos connaissances, paraît la plus rationnelle.

Jaekel proposa d'établir un ordre des Plagiosauridés pour ces diverses formes. Broom plaça le genre *Bothriceps* dans le groupe des Stéréospondyles et dans la même famille que *Lydekkerina*, qui est très probablement un Amphibien rachitome. En 1918, Broili mit dans l'ordre artificiel des Microsauriens les genres *Brachyops*, *Plagiosaurus*, *Plagiosternum*, près des Diplocaulidés. Enfin, en 1919, Watson (1), dans une étude fondamentale sur les Amphibiens rachitomes et stéréospondyles, considéra les Plagiosauridés ou Brachyopidés comme une famille des Stéréospondyles, opinion adoptée par Broili dans l'édition récente du *Traité de Paléontologie* de Zittel, et par F. von Huene dans l'étude déjà citée. C'est à cette manière de voir que nous nous arrêterons également.

Pour Watson (2), les Plagiosauridés se rattachent aux Amphibiens rachitomes par l'intermédiaire de *Dvinasaurus*, du Permien supérieur de Russie. Ce genre, qui est d'ailleurs incomplètement connu, présenterait déjà, dans la structure du crâne, les caractères essentiels des Plagiosauridés.

(1) D.-M.-S. WATSON, The structure, evolution and origin of the Amphibia. The « Orders » Rachitome and Stereospondyli (*Phil. Trans. R. Soc. London*, B, vol. 209, 1919, p. 1-73).

(2) D.-M.-S. WATSON, *loc. cit.*

LE REPTILE DE GIGONDAS ET L'ÉVOLUTION DES MÉTRIORHYNCHIDÉS

GÉNÉRALITÉS

Les remarquables études de E. Eudes-Deslongchamps ont fait connaître les grands traits de l'organisation du *Metriorhynchus*, type de la famille des Métriorhynchidés (1). Les travaux de Fraas ont précisé la structure de deux autres genres voisins : *Geosaurus* et *Dacosaurus* (2). Il est ainsi assez facile de reconstituer, pendant les temps jurassiques, l'histoire des Métriorhynchidés. Mais ces divers types ne constituent pas les termes ultimes de l'évolution de cette famille. Elle est encore représentée dans le Néocomien du Mont Ventoux, où F. Raspail a signalé (3), il y a déjà longtemps, sous le nom de *Neustosaurus gigondarum*, les restes d'un Reptile qui n'a jamais été décrit d'une façon complète, ni figuré d'une manière précise.

S'il est bien vrai, comme nous le verrons plus loin, que plusieurs auteurs se soient occupés, après Raspail, de « *Neustosaurus* », aucun d'eux ne semble avoir eu la pièce sous les yeux. Enfouis en un coin de la demeure de Raspail, ces restes fossiles demeurèrent oubliés jusqu'en ces dernières années.

Les descendants du célèbre chimiste, qui fut en même temps un esprit curieux de toutes choses, redécouvrirent ce squelette il y a quelques années, et, grâce à la générosité de M^{me} Veuve Raspail et du Commandant d'Ay, il fait partie, depuis 1923, des collections de Paléontologie du Muséum d'Histoire naturelle.

C'est d'après cet exemplaire, un peu moins complet qu'à l'époque où Raspail le fit connaître, qu'est établie notre description.

J'adresse ici mes vifs remerciements à mon maître, M. le Professeur Boule, qui a bien voulu me confier cette étude.

Étude sommaire du gisement. — « *Neustosaurus* » a été trouvé dans les dépôts néocomiens des environs de Gigondas, au hameau du Queyron (département de Vaucluse). La stratigraphie de la région a été établie d'abord par F. Raspail, puis par Scipion Gras (4), et surtout F. Leenhardt (5). Ce dernier auteur a distingué, dans ce Néocomien, quatre assises, qui, de bas en haut, sont les suivantes :

(1) E. EUDES-DESLONGCHAMPS, Notes paléontologiques, Caen-Paris, 1863-1869.

(2) FRAAS, Die Meer-Crocodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter specieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus* (*Palaeontographica*, 1902-1903, p. 1-72, pl. I-VIII).

(3) F. RASPAIL, Observations sur un nouveau genre de Saurien fossile. Le *Neustosaurus gigondarum* N., avec quelques notes géologiques sur les montagnes de Gigondas, Paris-Avignon, 1842.

(4) SCIPION GRAS, Description géologique du département de Vaucluse, Paris-Avignon, 1862.

(5) F. LEENHARDT, Étude géologique de la région du Mont Ventoux, Montpellier-Paris, 1883, p. 43.

1° Calcaires à faune de Berrias.

2° Marnes et calcaires marneux à *Hoplites neocomiensis*; niveau à petites Ammonites ferrugineuses.

3° Alternances plus ou moins régulières de calcaires et de marnes, surmontées par des calcaires bien stratifiés à *Crioceras Duvali*.

4° Niveau à *Hoplites difficilis*.

Notre Reptile provient du niveau 2, à *Hoplites neocomiensis*. Les ossements conservés sont engagés dans une gangue argileuse grisâtre qui se délite facilement.

Historique des travaux. — Comme nous l'avons dit plus haut, c'est à F. Raspail que l'on doit la première mention du Reptile de Gigondas. Il en donne une brève description, mettant parfaitement en évidence ses affinités avec les Crocodiliens, mais le rapprochant aussi, par la forme des membres, des Ichthyosauriens et des Plésiosauriens.

Dans son remarquable *Traité de Paléontologie*, où l'on trouve encore bien des passages intéressants, Pictet (1) considère « *Neustosaurus* » comme un Reptile incomplètement connu, et trouve anormale l'association, dans un même animal, de membres postérieurs analogues à ceux des Crocodiliens et de membres antérieurs organisés, dit-il, comme ceux des Enaliosauriens.

Gervais en donne une description concise dans sa *Zoologie et Paléontologie françaises* (2). C'est pour lui un type de Crocodilien adapté à la vie aquatique, par une modification des membres analogue à celle que montrent les Chélonées dans l'ordre des Chéloniens.

Zittel (3) arrive à une vue beaucoup moins exacte en plaçant « *Neustosaurus* » *incertæ sedis* à la suite des Champsosauridés que l'on considère maintenant et que l'on considèrerait déjà comme voisins des Rhynchocéphales. Il combat d'ailleurs l'opinion de Gervais, la structure des pattes, les côtes à une seule tête, le grand nombre de vertèbres caudales s'opposant d'après lui à ce qu'on place « *Neustosaurus* » parmi les Crocodiles.

Enfin, en 1903, Nopcsa (4) met en évidence ses ressemblances très étroites avec les « Thalattosuchiens », que Fraas venait de décrire, déterminant ainsi sa position systématique exacte.

(1) F.-J. PICTET, *Traité de Paléontologie*, t. I, Paris, 1853, p. 521.

(2) P. GERVAIS, *Zoologie et Paléontologie françaises*, 2^e édit., Paris, 1859, p. 448.

(3) K. ZITTEL, *Traité de Paléontologie*, trad. par Ch. Barrois, t. III, p. 591.

(4) F. NOPCSA, Ueber die systematische Stellung von *Neustosaurus* Raspail (*Centralbl. f. Min. Geol. und Pal.*, 1903, p. 504-505).

DESCRIPTION DU REPTILE DE GIGONDAS

Pl. VI, fig. 2

L'animal est étalé sur une grande plaque de schiste feuilleté se délitant très facilement et formée de plusieurs morceaux. Toute la partie antérieure est absente, et seules, en avant de la ceinture pelvienne, les huit dernières vertèbres dorsales sont conservées. La ceinture pelvienne, le membre postérieur, la queue sont relativement en bon état, et, malgré un grand désordre dans certains de leurs éléments, se prêtent assez facilement à l'étude.

Une lithographie donnée par Raspail à la suite de sa description (Pl. VI, fig. 1) contient plus de pièces que notre fossile n'en présente : quelques vertèbres de la région caudale nous manquent, ne permettant plus de faire entre les divers éléments un raccord très précis; l'os circulaire figuré par Raspail, et qui doit être un métacarpien, n'a pu être retrouvé; il en est de même des pièces considérées par cet auteur comme correspondant à la mandibule et à l'humérus. Mais, d'après les dessins qu'il en a donnés, on peut douter de l'exactitude de son interprétation.

Il a été relativement facile de remettre bout à bout les différents morceaux; et la figure que nous donnons des restes de « *Neustosaurus* » doit correspondre assez exactement à la forme générale de l'arrière-train de l'animal à l'état de vie.

Colonne vertébrale. — Les vertèbres dorsales conservées ont une apophyse épineuse bien développée, des pré-zygapophysies et des post-zygapophysies relativement faibles. Les centres sont à peu près quadrangulaires, platycèles, avec leur partie inférieure légèrement excavée et chaque extrémité étalée en une sorte de disque; le canal neural est de forme semi-circulaire ou elliptique.

Les vertèbres sacrées sont probablement au nombre de deux. Dans tous les genres voisins de notre fossile elles présentent de fortes apophyses transverses, qui existaient sans doute ici, mais que la dislocation de la pièce ne permet plus d'observer.

Les vertèbres caudales peuvent être divisées, uniquement pour la commodité de l'exposé, en trois groupes : les plus rapprochées de la ceinture pelvienne ont des os en chevron en forme de V, ou plus exactement d'Y; puis viennent des vertèbres à os en chevron très larges, en forme de hache; enfin les dernières, de taille très réduite, sont dépourvues d'os en chevron. L'ensemble est presque identique à la queue de *Geosaurus suevicus* que nous représentons ici (fig. 1).

Les caudales de la première catégorie, encore présentes sur notre fossile, sont au nombre de dix-neuf environ; il y en a cinq de moins que sur la lithographie de Raspail. Toutes ressemblent aux dernières dorsales, mais avec des apophyses épineuses légèrement plus hautes. Les corps vertébraux ont toujours la même forme quadrangulaire, avec une amorce d'apophyse transverse; entre eux, s'articulent les os en chevron.

Les autres vertèbres caudales ne présentent rien de particulier dans la forme des

centres; les seules différences notables sont des différences de taille. Ceci est particulièrement net pour les neurépine qui diminuent régulièrement et rapidement quand on va vers l'arrière, pour finir par devenir très basses et allongées parallèlement au corps de la vertèbre.

Si l'on suit, le long de la colonne vertébrale, les os en chevron, on observe dans leur morphologie les plus grandes variations. Ils commencent immédiatement en arrière de la ceinture pelvienne et sont en forme d'Y; ils s'articulent entre les centres, les deux extrémités proximales de l'os en chevron étant quelque peu arrondies. En allant vers l'extrémité de la queue, on les voit diminuer de taille. Puis,

après le changement brusque de la colonne vertébrale, qui d'horizontale qu'elle était s'incline très brusquement vers le bas, comme par une cassure, ils prennent une tout autre forme et rappellent un peu le contour d'une hache, ce qui leur a valu, de Raspail, le nom d'apophyses sécuriformes.

A quoi peut correspondre une pareille structure? On pourrait peut-être y voir avec Gervais un dispositif spé-

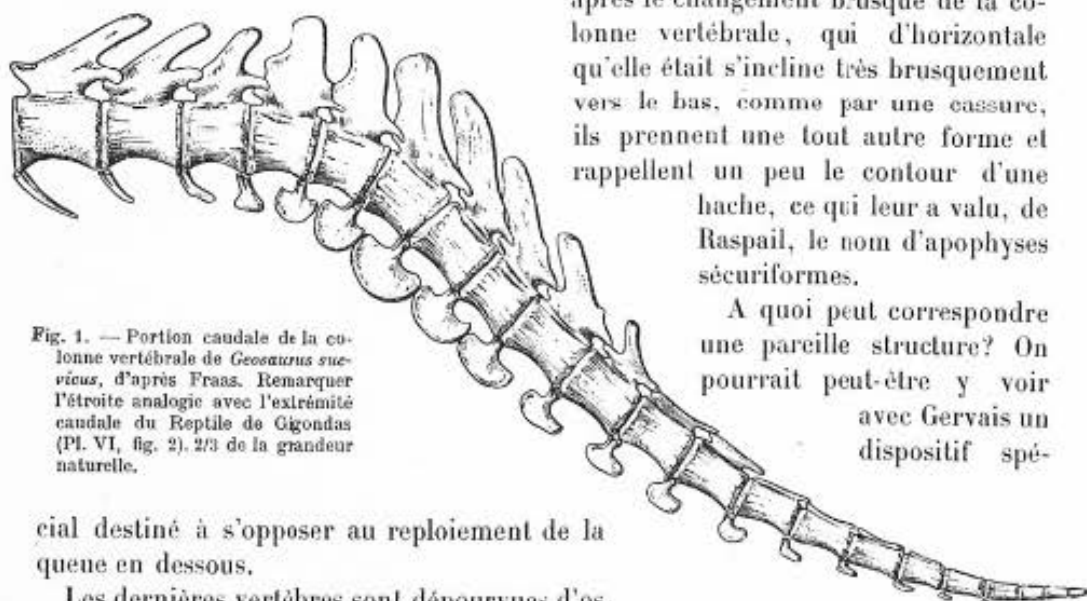


Fig. 1. — Portion caudale de la colonne vertébrale de *Geosaurus suevicus*, d'après Fraas. Remarquer l'étroite analogie avec l'extrémité caudale du Reptile de Gignondas (Pl. VI, fig. 2). 2/3 de la grandeur naturelle.

cial destiné à s'opposer au repliement de la queue en dessous.

Les dernières vertèbres sont dépourvues d'os en chevron.

Cette queue, très longue, — quarante vertèbres sont conservées et il y en avait assurément davantage, — devait avoir un rôle natatoire important.

Sur notre fossile, les côtes ne sont représentées que par leur extrémité distale; la portion proximale, plus importante à connaître, n'est malheureusement pas conservée; mais s'il est vrai, comme le prétend Raspail, que les apophyses transverses présentent deux têtes, les côtes étaient également dichocéphales.

Le revêtement ventral est à peine visible, chez *Geosaurus suevicus*, du Jurassique supérieur, il était constitué par des pièces en forme de V, la pointe du V étant dirigée vers l'avant, et chaque branche était bordée latéralement par une tige rectiligne; une structure très voisine aurait existé, d'après Raspail, dans notre fossile.

Ceintures et membres. — Aucune pièce de la ceinture scapulaire n'a été conservée.

Dans sa description, Raspail a indiqué que les os du membre antérieur étaient courts, larges et aplatis, ce qui correspond bien à la forme qu'ils devaient réellement avoir, mais il est difficile d'interpréter la plupart des pièces qu'il a figurées et que nous n'avons plus. Il indique d'autre part la présence « d'os plats, discoïdes, subtéragonaux, avec un bord droit ». Ces os correspondaient sans doute au radius, au cubitus, au radial, à l'ulnaire, et au métacarpien interne. La pièce qu'il a représentée (fig. VIII de son mémoire) est d'ailleurs un métacarpien interne, tout à fait voisin de celui de *Geosaurus suevicus*.

Le bassin est relativement bien conservé. Malheureusement, le grand déplacement des os, consécutif à l'écrasement subi par le fossile, en rend l'interprétation difficile.

On peut rapporter à l'ilion une pièce plus ou moins quadrangulaire, placée au-dessus et à la partie antérieure de l'ischion. Cet ilion ressemble beaucoup à celui de *Metriorhynchus* et de *Geosaurus*. L'ischion est analogue, autant que son état de conservation permet d'en juger, à celui des Métriorhynchidés. Le pubis, identique à celui de *Geosaurus suevicus*, rappelle tout à fait, par sa partie distale élargie, l'os correspondant des Crocodiliens actuels.

Le membre postérieur est bien conservé; les éléments de la partie distale sont disloqués mais facilement reconnaissables. Comme pour la colonne vertébrale, la ressemblance avec le membre postérieur de *Geosaurus suevicus* (fig. 2) est des plus nettes.

Le fémur, courbé en S, a sa tête supérieure comprimée dans le sens antéro-postérieur; sa face interne ne paraît pas présenter l'unique trochanter des Crocodiles actuels. Cette absence de toute saillie osseuse est d'ailleurs un caractère très général chez les formes aquatiques. La tête inférieure du fémur, également dilatée, mais dans le sens transversal, ne montre pas de division nette en deux condyles.

Le tibia est un os massif, élargi à chaque extrémité, surtout à la supérieure. Le péroné, plus grêle, est lui aussi élargi à chaque extrémité, particulièrement à la

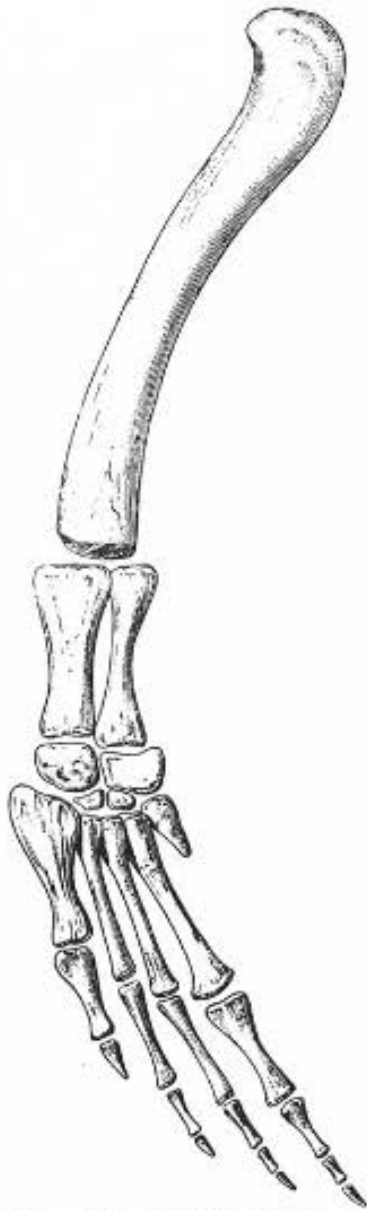


Fig. 2. — Membre postérieur de *Geosaurus suevicus*, d'après Fraas. 2/3 de la grandeur naturelle.

partie inférieure. Le tarse paraît réduit à quatre os, comme dans certains Métriorhynchidés jurassiques, *Geosaurus suevicus* par exemple. La forme de ses os est peu caractéristique.

Comme chez les Crocodiles actuels, il n'y a que quatre doigts bien développés ; le cinquième est représenté seulement par un os rudimentaire, effilé à son extrémité distale.

Les deuxième, troisième et quatrième métatarsiens, longs et grêles, ont leurs parties proximale et distale quelque peu élargies. Le premier métatarsien a son extrémité proximale fortement dilatée : c'est là un caractère que l'on rencontre dans un grand nombre de types nageurs.

La formule des phalanges est 2, 3, 4, 4, comme dans *Geosaurus suevicus* et les Crocodiles actuels.

POSITION SYSTÉMATIQUE

Comme je l'ai déjà indiqué, le Reptile de Gigondas appartient aux Métriorhynchidés, que Fraas a proposé d'élever au rang d'ordre, sous le nom de Thalattosuchiens.

Pour préciser sa position systématique, et, en particulier, pour déterminer son attribution générique, nous allons le comparer aux trois genres de ce groupe : *Metrirhynchus*, *Dacosaurus* et *Geosaurus*.

Metrirhynchus est actuellement l'un des Reptiles fossiles les mieux connus, grâce aux belles recherches de E. Eudes-Deslonchamps.

C'est en m'appuyant sur les travaux de ce paléontologiste, et sur l'examen d'un squelette complet conservé dans les collections de Paléontologie du Muséum, que je vais établir mes comparaisons.

L'hétérocercie de la queue donne aux deux formes une allure générale semblable ; mais un examen détaillé montre des différences. Les vertèbres de *Metrirhynchus* diffèrent de celles du Reptile de Gigondas : les centres sont profondément excavés au lieu d'être quadrangulaires ; les apophyses épineuses ont un dessin différent et les os en chevron sécuriformes ne paraissent pas avoir existé dans *Metrirhynchus*. Le membre antérieur de ce genre présente un métacarpien interne modifié d'une façon un peu différente de celle de notre fossile. Les membres postérieurs sont très voisins, mais celui de *Metrirhynchus* est d'un type plus grêle.

Dacosaurus, que l'on rencontre surtout dans le Jurassique supérieur d'Allemagne et d'Angleterre où il a été décrit sous les noms de *Plesiosuchus* ou *Plerodon*, est incomplètement connu. Il est assez difficile de le distinguer de *Geosaurus*. Le membre postérieur présente de grandes analogies avec celui de notre forme ; les vertèbres sont aussi très voisines, mais leur mauvais état de conservation rend toute comparaison précise très difficile. Les ischions sont également semblables, les pubis paraissent avoir une forme différente.

Ainsi, *Dacosaurus* a d'étroites ressemblances avec notre fossile ; malheureusement, par suite du mauvais état des parties conservées, nos comparaisons ne peuvent être que provisoires.

Le genre *Geosaurus*, très répandu dans le Jurassique supérieur d'Europe, est connu par des squelettes complets dont Fraas nous a donné une description détaillée.

Les analogies avec notre forme sont très frappantes, et il est bien difficile de trouver, entre les deux fossiles, une différence ayant une réelle importance. Les ressemblances résident dans :

- 1° La forme du métacarpien interne ;
- 2° Les particularités très spéciales des premières apophyses des vertèbres caudales, qui présentent des sortes d'encoches ;
- 3° La forme si caractéristique des os en chevron ;
- 4° La morphologie de l'ischion et du pubis ;
- 5° La structure du membre postérieur, dont la même description peut s'appliquer aux deux types ;
- 6° La même forme des corps vertébraux.

Il ne nous paraît pas possible, par suite, de séparer génériquement les deux Reptiles. Quel nom doit être alors conservé ?

Le terme *Geosaurus* a été créé, en 1824, par Cuvier (1) pour un grand Reptile des environs de Monheim, découvert par de Sœmmering et nommé par lui *Lacerta gigantea*.

Cuvier considéra cet animal comme un nouveau sous-genre intermédiaire entre les Crocodiles et les Monitors et lui donna le nom de *Geosaurus*. Owen et Pictet le considérèrent comme un Pythonomorphe ; Fraas le mit définitivement à sa véritable place zoologique, parmi les Métriorhynchidés. Le terme *Neustosaurus* fut proposé bien des années après par Raspail ; il doit donc être abandonné, en vertu des règles de priorité.

Nous pouvons néanmoins conserver le nom spécifique *gigondarum*, puisqu'il existe déjà, pour marquer les faibles différences que l'on peut relever entre les deux fossiles, la plus grande taille du fossile de Gigondas, et réserver en même temps les différences éventuelles que pourrait nous apporter la connaissance de la tête.

Le Reptile de Gigondas devra donc porter le nom de *Geosaurus gigondarum* Rasp. sp.

Koken a décrit du Crétacé inférieur d'Allemagne, sous le nom générique d'*Enaliosuchus*, des vertèbres cervicales de Métriorhynchidés que Broili rapproche du Reptile de Gigondas.

(1) G. CUVIER, Recherches sur les ossements fossiles, t. V, II^e partie, Paris, 1824, p. 338.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE DE LA FAMILLE
DES MÉTRIORHYNCHIDÉS

Cette famille, dans l'état actuel de nos connaissances, n'est pas connue avant le Callovien.

Elle débute par le genre *Metriorhynchus*, que l'on rencontre dans le Callovien, l'Oxfordien et le Kimmeridgien de France et d'Angleterre. On l'a trouvé également dans les terrains jurassiques de Patagonie.

Le genre *Dacosaurus* se rencontre dans le Kimmeridgien et le Portlandien d'Allemagne (Souabe et Franconie), de France et d'Angleterre.

Enfin, le genre *Geosaurus* va du Kimmeridgien au Néocomien, et a été découvert en Souabe au Jurassique supérieur, en France, et peut-être en Allemagne, au Néocomien.

LES MÉTRIORHYNCHIDÉS DANS L'ORDRE DES CROCODILIENS

Après cette étude des Métriorhynchidés, je voudrais exposer aussi brièvement que possible les rapports de cette famille avec les autres Crocodiliens. Mais, pour cela, il est nécessaire de donner d'abord quelques indications générales sur l'ensemble du groupe.

Comme l'a dit fort justement Geoffroy Saint-Hilaire (1), il n'y avait, avant Cuvier, dans cette partie de la science zoologique, « qu'incertitudes, fausses allégations et discussions stériles ». Les remarquables recherches de Cuvier apportèrent de l'ordre dans ce chaos et permirent ces déterminations précises sans lesquelles « les observations les plus curieuses, les vues les plus nouvelles, perdent presque tout leur mérite ». Il subdivisa les Crocodiles en gavials, crocodiles proprement dits, et caïmans, groupes que la Zoologie moderne a conservés; dans l'étude des formes fossiles, il mit parfaitement en lumière les caractères essentiels par quoi elles diffèrent des formes vivantes.

Avant Huxley, Cuvier (2) observa et indiqua que, chez les formes mésozoïques, l'ouverture nasale interne, bien éloignée de ne s'ouvrir que dans la région basilaire comme chez les Crocodiliens vivants, était placée au contraire beaucoup plus en avant, et que les vertèbres avaient leurs deux faces légèrement concaves; « c'est là, écrivait-il, un caractère fort différent de celui des Crocodiles vivants, où toutes les faces postérieures sont très convexes, et les antérieures très concaves ».

(1) E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Divers mémoires sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile sur les confins maritimes de la Basse-Normandie, attribués d'abord au Crocodile, puis déterminés sous les noms de Téléosaurus et Sténosaurus. Paris, 1831.

(2) G. CUVIER, Recherches sur les ossements fossiles, 2^e édit., t. V, Paris, 1824.

Mais, Cuvier ayant négligé de donner des noms aux formes présentant ces particularités, on ne devait pas tarder à oublier ou à méconnaître l'importance de ses observations.

Dans de remarquables études « sur de grands sauriens trouvés à l'état fossile », E. Geoffroy Saint-Hilaire insista, lui aussi, très longuement, sur l'importance des os palatins, « et en particulier sur la spécialité de leur forme chez les Reptiles téléosauriens ».

Toutes ces vues furent ensuite reprises, systématisées et développées par Huxley dans un mémoire classique sur l'évolution des Crocodiliens (1). Trois grandes phases ont marqué cette histoire, se superposant les unes aux autres dans le temps, et correspondant chacune à un stade structural bien déterminé.

Les formes triasiques n'ont pas de narines internes secondaires; la trompe d'Eustache n'est pas enfermée à l'intérieur d'un canal osseux; les centres des vertèbres sont amphicèles. Ce sont les *Parasuchiens*, représentés par les genres *Stagonolepis* et *Belodon*.

Les formes jurassiques ont des narines internes secondaires qui s'ouvrent dans la portion moyenne de la voûte du crâne; un canal eustachien médian est placé entre le basioccipital et le basisphénoïde; les canaux eustachiens latéraux des Crocodiles actuels sont représentés par des gouttières; les vertèbres sont amphicèles. C'est le groupe des *Mésosuchiens*, qui comprend les genres *Steneosaurus*, *Pelagosaurus*, *Teleosaurus*, *Teleidosaurus*, *Metriorhynchus*.

Enfin, avec les temps crétacés, apparaissent des formes dont les narines internes secondaires sont encore rejetées plus en arrière, où les deux canaux eustachiens latéraux sont généralement enfermés dans un canal osseux, et où les centres vertébraux sont procèles. Ce sont les *Eusuchiens*, comprenant les Crocodiles vivants et un grand nombre de formes fossiles, toutes apparues après le Crétacé moyen.

Cette classification d'Huxley fut modifiée ou combattue par divers paléontologistes.

Dans le genre *Goniopholis*, de la fin du Jurassique, Hulke (2) décrivit des choanes qui, par leur position, étaient intermédiaires entre ceux des *Mésosuchiens* et ceux des *Eusuchiens*. Il créa alors un ordre nouveau, celui des *Métamésosuchiens*.

Koken combattit la conception d'Huxley et considéra les *Parasuchiens* comme une branche latérale des Crocodiliens éteinte sans descendance. Dans les *Mésosuchiens* et les *Eusuchiens* il ne vit que des stades transitoires, sans importance réelle, et n'admit par suite que deux sous-ordres: les *Parasuchiens* et les *Crocodiliens* proprement dits. C'est à cette même conclusion qu'aboutit Lydekker (3), opposant

(1) T.-H. HUXLEY, On *Stagonolepis Robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia (*Quart. Journ. Geol. Soc. Lond.*, 1875, p. 423-436).

(2) J.-W. HULKE, Note on two skulls from the Wealden and Purbeck formations indicating a new subgroup of Crocodilia (*Quart. Journ. Geol. Soc. Lond.*, 1878, p. 377-382).

(3) R. LYDEKKER, Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum, Part I et II Londres, 1888 et 1889.

aux Parasuchiens les vrais Crocodiles ou Eusuchiens, ceux-ci comprenant des formes à vertèbres amphicèles et des formes à vertèbres procèles. Zittel (1) adopta les vues de Koken et de Lydekker; il créa en outre un sous-ordre nouveau : les *Pseudosuchiens*, pour quelques genres du Trias de Souabe (*Aëtosaurus*, *Dyoplax*).

Ces diverses conceptions sont inexactes. Elles groupent dans un même ordre des formes très dissemblables, comme nous allons le montrer maintenant.

L'ordre des Crocodiles a été défini d'après la considération des formes actuelles. Or ces types actuels (et avec eux un grand nombre de fossiles) ont dans la structure du crâne et de la ceinture pelvienne des caractères très spéciaux, qui permettent d'établir avec beaucoup de précision les limites de l'ordre et d'en exclure les Parasuchiens.

Dans le crâne, la soudure des maxillaires et des palatins chez les formes plus anciennes; la soudure des maxillaires, des palatins et des ptérygoïdiens chez les formes plus récentes, détermine un recul des choanes.

Chez les Parasuchiens, rien de semblable : il n'y a pas formation d'un palais secondaire.

La ceinture pelvienne des Crocodiles est très particulière. On sait que chez les Vertébrés marcheurs, la cavité cotyloïde, où vient s'articuler la tête du fémur, est formée par la réunion des trois os : ilion, ischion et pubis. Chez les Crocodiliens, l'os regardé comme pubis offre des dispositions très spéciales, aussi bien dans ses connexions avec les autres os de la ceinture qu'avec les muscles de la paroi abdominale. Il ne prend absolument pas part à la formation de la cavité cotyloïde et est simplement uni, par une articulation mobile, à la partie antérieure de l'ischion. Il ne forme pas non plus de véritable symphyse, la portion distale de chaque pubis étant généralement séparée de celle du pubis opposé par un assez large intervalle.

E. Geoffroy Saint-Hilaire avait comparé ce pubis à un os marsupial; Hoffmann et Seeley y virent un prépubis. Tout récemment, L. Vialleton, s'appuyant sur les rapports du prétendu pubis avec les muscles pelvi-fémoraux interne et externe, ainsi que sur d'autres considérations, a montré qu'il n'était qu'une côte ventrale modifiée.

Quoi qu'il en soit, un type aussi anormal de ceinture pelvienne ne se retrouve pas chez les Parasuchiens qui possèdent une cavité cotyloïde formée par la réunion de l'ilion, de l'ischion et du pubis.

D'autres caractères de moindre importance, sur lesquels je ne puis m'étendre, viennent s'ajouter à ceux de la ceinture et du crâne pour nous conduire à séparer les Parasuchiens des Crocodiliens; ils correspondent respectivement à deux ordres distincts et indépendants.

Ayant ainsi délimité l'ordre des Crocodiliens, cherchons à y déterminer la place des Métriorhynchidés.

(1) K. ZITTEL, *Traité de Paléontologie*, trad. Ch. Barrois, t. III, 1893, p. 624.

Là encore, il nous faut abandonner les vues d'Huxley. Sa distinction entre Eusuchiens et Mésosuchiens repose avant tout sur deux caractères : la morphologie des vertèbres et la position des choanes.

La distinction des types à vertèbres procèles et des types à vertèbres amphicèles, déjà faite par Owen, n'a aucune importance. L'apparition d'une convexité à l'arrière d'une vertèbre peut s'observer dans bien des groupes : Lézards, Ptérodactyles, et l'on n'a jamais songé à en tenir compte, avec raison, dans leur classification.

Quant à la position des choanes, on trouve tous les intermédiaires entre les termes extrêmes : Téléosauridés, où ils sont à l'extrémité postérieure des palatins, et Crocodilidés, où ils s'ouvrent entre les ptérygoïdiens.

Les caractères différentiels qui subsistent permettent seulement de faire des coupures en groupes de l'importance de familles. Celle des Métriorhynchidés, la seule que nous ayons à examiner ici, sera définie par son absence de revêtement dermique, par ses membres assez fortement modifiés en palettes nataoires et dépourvues de griffes, par ses frontaux larges et protubérants.

Les relations des Métriorhynchidés avec les familles contemporaines : Téléosauridés, Pholidosauridés, Atoposauridés, Goniopholidés, Hylæochampsidés, sont peu nettes. Nous nous trouvons en présence de groupes bien définis, délimités et fixés, ayant chacun leurs traits structuraux propres.

Nous allons examiner maintenant les relations des Métriorhynchidés avec les formes qui les ont précédés et celles qui les ont suivis, autrement dit chercher à établir ce que nous savons sur leur origine et leur descendance.

L'origine et la descendance des Métriorhynchidés. — Descendons dans la série géologique, et cherchons si, parmi les ancêtres probables des Crocodiliens, il en est qui annoncent les Métriorhynchidés.

On s'accorde assez généralement pour faire dériver les Crocodiliens de types voisins du genre *Sphenosuchus*, curieuse forme des couches de Stormberg (*Red beds*), en Afrique australe (1). Toujours de la série de Stormberg, mais d'un niveau plus élevé (*Cave sandstone*), Broom a décrit sous les noms de *Notochampsia istedana* et de *N. longipes* deux formes qu'il considère comme de véritables Crocodiliens. Pour Haughton, le crâne de *N. istedana* diffère de celui des vrais crocodiliens; de plus, en l'absence de la ceinture pelvienne, il est difficile de se prononcer d'une façon précise sur ses affinités; quant à *N. longipes*, sa ceinture pelvienne est du type crocodilien, et Haughton fait de cette espèce, sous le nom d'*Erythrochampsia*, un véritable Crocodilien.

(1) Sur l'origine des Crocodiliens, voir plus spécialement : S.-H. HAUGHTON, A new Thecodont from the Stormberg beds (*Ann. S. Afr. Mus.*, XII, 1915, p. 98-105), et: The fauna and stratigraphy of the Stormberg Series (*Ann. S. Afr. Mus.*, 1924, p. 323-497); — P. VON HUENE, Die Bedeutung der Sphenosuchus-Gruppe für den Ursprung der Krokodile (*Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, Bd. XXXVIII, H. 4, 1925, p. 307-320); — R. BROOM, On *Sphenosuchus*, and the origin of the Crocodiles (*Proc. Zool. Soc. Lond.*, Part II, 1927, p. 359-370).

Quelle que soit la manière dont on les interprète, ces formes paraissent bien se détacher de la masse des autres Reptiles pour se confondre plus ou moins avec les Crocodiliens. Et autant que le permet l'étude de leur structure, malheureusement incomplètement conservée, elles paraissent déjà assez spécialisées, se rapprochant beaucoup de genres du Jurassique supérieur, comme *Alligatorellus*; elles ne nous apprennent donc rien sur l'origine des Métriorhynchidés. Ceux-ci « restent en l'air », sans racine visible.

Au sujet de leur descendance, on a depuis longtemps observé — c'est E. Eudes-Deslongchamps qui en fit le premier la remarque — que, par bien des caractères, les Métriorhynchidés se rapprochent davantage des Crocodiliens actuels que des Téléosauridés jurassiques. Ils présentent une arcade sourcilière formée par le grand développement du préfrontal, arcade qui se retrouve dans certains crocodiles et caïmans; leur museau est plus ramassé et dilaté que dans les Téléosauriens et a tendance à prendre une forme analogue à celle des Caïmans et des Alligators actuels; il y a même plus que cette ressemblance extérieure: comme dans les genres vivants *Crocodylus* et *Tomistoma*, la pointe des os nasaux vient rencontrer et même dépasser la jonction de l'intermaxillaire et du maxillaire.

Quant à la voûte palatine, si l'ouverture des narines est placée comme chez les Téléosauriens, la forme des palatins et l'allongement des fosses palatines sont très semblables à ce que l'on observe chez les Crocodiles. Et l'on peut étendre à toutes les espèces de la famille des Métriorhynchidés ce que E. Eudes-Deslongchamps disait à propos de l'une d'elles: « C'est une forme tout à fait spéciale dans un type bien déterminé de Téléosauriens, rappelant presque des espèces actuellement vivantes appartenant à la famille des Crocodiliens. »

Mais, en réalité, les Métriorhynchidés sont trop spécialisés, trop engagés dans la vie aquatique, pour pouvoir donner autre chose que des formes engagées dans la même direction. Et si, par certains points de leur organisation, ils ont des ressemblances avec les genres récents, ces ressemblances ne peuvent résulter que d'une convergence.

La chose est indubitable pour l'arcade sourcilière, qui n'est pas formée des mêmes os dans les Métriorhynchidés que dans les Caïmans et Alligators actuels qui la présentent; de même, les analogies dans la voûte palatine traduisent l'existence de caractères qui apparaissent à des moments différents dans des groupes différents, sans impliquer la moindre relation de parenté.

Nous devons par suite conclure que les Métriorhynchidés, dont l'origine est inconnue, s'éteignent, dans l'état actuel de nos connaissances, au Crétacé inférieur, sans laisser de descendance.

L'HÉTÉROCERCIE DES MÉTRIORHYNCHIDÉS

On a signalé depuis longtemps chez les Ichthyosauriens, et l'on trouve également chez les Métriorhynchidés, une dissymétrie de la région caudale comparable à celle que l'on rencontre chez un grand nombre de Poissons. Mais, alors que chez ces derniers la colonne vertébrale se recourbe vers le haut, le lobe ventral de la nageoire caudale prenant un grand développement et le lobe dorsal diminuant de taille, on observe, chez les Métriorhynchidés et les Ichthyosauriens, une disposition inverse : la colonne vertébrale est incurvée vers le bas, le lobe dorsal se développe beaucoup et le lobe ventral est au contraire fort réduit.

Une telle constance dans l'opposition de l'hétérocercie entre Poissons et Reptiles (1) est un fait vraiment curieux qui ne paraît pas avoir beaucoup attiré jusqu'ici l'attention des naturalistes.

Il n'existe sur ce sujet, à ma connaissance, qu'une étude de L. Dollo (2), dans laquelle ce paléontologiste a cherché à expliquer un tel contraste d'une façon que je vais exposer presque textuellement.

Pour comprendre l'hétérocercie des Reptiles, il faut la comparer à celle des Poissons. Les Poissons primitifs ne possédaient qu'une nageoire impaire, courant le long du corps et contournant son extrémité postérieure. Une telle queue était diphycerque. Puis cette nageoire impaire se segmenta : il en résulta une nageoire dorsale, deux nageoires anales et une nageoire caudale, toujours diphycerque. Un tel stade se trouve dans un Élasmobranche paléozoïque : *Xenacanthus*. Ultérieurement, la seconde nageoire anale prit un grand développement et refoula dorsalement la caudale ; ainsi naquit le type hétérocercue réalisé chez un grand nombre de Poissons.

Par conséquent, dans une nageoire caudale hétérocercue de Poisson, le lobe supérieur correspond à la nageoire caudale diphycerque et le lobe inférieur est entièrement constitué par la deuxième nageoire anale.

Passons maintenant aux Reptiles. Dans divers ordres actuels de cette classe, il y a des formes présentant sur la face dorsale du corps une crête culanée, soutenue par des ossifications dermiques, et qui peut être comparée à la nageoire impaire primitive des Poissons. Les Reptiles marins dérivant de formes terrestres, leurs ancêtres ont dû posséder une telle crête. A la suite de leur adaptation à la vie dans les eaux, deux régions de cette crête se spécialisèrent et acquirent un grand développement : l'une devint la nageoire dorsale, l'autre la nageoire caudale. Sous l'influence de conditions analogues à celles qui se sont fait sentir chez les Poissons, mais agissant

(1) Les Anaspides présentent une hétérocercie dirigée comme celle des Reptiles.

(2) L. DOLLO, Sur l'origine de la nageoire caudale des Ichthyosaures (*Bull. Soc. belge de Géol.*, t. VI, 1892, p. 1-8).

en sens inverse, le grand développement du lobe postérieur amena un refoulement ventral de la colonne vertébrale.

Dans une nageoire caudale hétérocercue de Reptile, le lobe inférieur correspond à la nageoire caudale primitive, le lobe supérieur à la nageoire dorsale. Une telle hétérocercie n'est pas l'homologue de celle des Poissons, mais elle résulte de l'action de facteurs comparables.

Même si les faits ainsi exposés étaient exacts, on voit mal la valeur explicative d'une telle théorie. Mais sur les faits eux-mêmes bien des restrictions sont à apporter.

D'abord sur l'origine des nageoires des Poissons. L. Dollo adopte la théorie établie par Balfour, Mivart, Tacher, et développée par Wiedersheim. Les membres ou nageoires ont pris naissance dans un repli horizontal de la peau qui couvrait le long du corps des ancêtres des Vertébrés. C'est l'atrophie, en certains points, de ce repli, qui aurait déterminé, de chaque côté, la formation de deux nageoires paires. Mais, comme on l'a fait souvent remarquer, une telle disposition des plis latéraux serait incompatible avec leurs fonctions. Étant donné en effet que, chez les Poissons, la propulsion se fait par la queue, des plis latéraux dirigés comme ceux imaginés par Wiedersheim feraient monter l'animal obliquement dans l'eau au lieu de le faire avancer.

Sur le mécanisme même de la formation de la queue hétérocercue des Poissons, il paraît difficile également d'adopter les vues de L. Dollo (1).

Dans le cas le plus simple, on trouve en effet, chez les Poissons, une ou deux nageoires dorsales, une nageoire anale et une nageoire caudale formée par un lobe dorsal et un lobe ventral. C'est à une telle nageoire caudale symétrique que l'on donne le nom de diphyrcercue.

Le type hétérocercue dérive du type diphyrcercue par un recourbement de la colonne vertébrale vers le haut, accompagné d'une réduction du lobe dorsal et d'un élargissement du lobe ventral. Mais on n'observe pas la moindre trace de migration de la nageoire anale.

Le rapprochement, fait implicitement par l'auteur, entre la nageoire impaire dorsale de certains Poissons et le repli cutané que l'on rencontre sur la ligne médiane dorsale de quelques Reptiles, ne paraît guère soutenable. La nageoire impaire des Poissons est toujours en rapport avec l'axe squelettique, le repli des Reptiles est une simple production dermique. On ne peut guère comparer deux organes aussi différents.

L'hypothèse de L. Dollo, malgré son ingéniosité, ne paraît donc pas pouvoir être considérée comme une explication de l'hétérocercie des Reptiles. Et il faut reconnaître que la signification de celle-ci reste encore très mystérieuse.

(1) Voir A. AGASSIZ, On the young stages of some osseous fishes (*Proc. Amer. Acad.*, vol. XIII, 1877); — E.-S. GOODRICH, *Vertebrata craniata* (First Fascicule: Cyclostomes and Fishes) in R. LANKESTER, A Treatise on Zoology, Londres, 1909.

Chez les Poissons, l'hétérocercie paraît liée, dans une certaine mesure, à leur mode de déplacement dans l'eau. La queue agit en quelque sorte comme une hélice, et le prolongement du corps dans la nageoire caudale fournit la musculature nécessaire à l'obtention d'un tel mouvement (1). Une modification de la queue des Reptiles a pu être faite par suite d'une même nécessité. Qu'elle présente une disposition inverse n'est pas absolument pour nous étonner. Comme nous le verrons plus loin, des animaux vivant dans un même milieu peuvent présenter des modifications structurales très variées. Il ne faut pas qu'une forme soit nécessaire pour être réalisée, il suffit qu'elle soit possible, c'est-à-dire qu'elle ne détruise pas les corrélations de l'ensemble.

En réalité, l'hétérocercie de certains Reptiles n'est qu'une des particularités de leur structure générale. Une telle disposition ne peut être considérée comme un caractère provenant des Poissons qui l'auraient transmis directement aux Reptiles, mais doit trouver son explication dans l'interprétation de l'ensemble auquel on la trouve liée.

C'est alors un problème beaucoup plus général qui est posé : celui de la forme chez les vivants, problème que nous ne pouvons pas, naturellement, avoir la prétention de résoudre.

Il est possible cependant, dans certains cas, d'en fournir une explication historique : on rattache, par une série d'intermédiaires, la structure à expliquer à une autre structure considérée comme primitive. C'est ainsi qu'on peut ramener au type pentadactyle les extrémités des membres des vertébrés tétrapodes, au type trituberculé le plan si varié de la plupart des dents de Mammifères. Il y aurait assurément beaucoup à dire sur la valeur explicative de telles séries : bornons-nous à constater que, dans le cas de nos Reptiles, ce qu'il faut chercher à faire c'est rattacher les types hétérocercues à ceux qui ne présentent aucune hétérocercie. Pour le moment, la Paléontologie ne nous fournit aucun intermédiaire.

(1) Schmalhausen considère que le développement d'une queue hétérocercue chez les Poissons est corrélatif de la formation d'un crâne massif et aurait pour but de compenser le déplacement, vers l'avant du corps, du centre de gravité. D'autres explications ont été proposées par Abel, Burger et Wetzlaar, mais aucune ne paraît entièrement satisfaisante.

REMARQUES SUR LES CARACTÈRES D'ADAPTATION A LA VIE AQUATIQUE
CHEZ LES MÉTRIORHYNCHIDÉS ET QUELQUES AUTRES REPTILES SECONDAIRES

L'organisation des Métriorhynchidés est déterminée avant tout par l'habitat aquatique ; bien des particularités de leur curieuse structure ne s'expliquent que par leurs conditions d'existence, et les principaux traits de leur organisation sont assurément en relation avec leur habitat dans les mers.

Pendant la durée des temps secondaires, plusieurs groupes de Reptiles ont quitté la terre ferme pour vivre dans les eaux marines ; mais cette existence dans un même milieu ne s'est pas traduite chez tous par des modifications morphologiques semblables. Il peut être alors intéressant, pour une compréhension plus nette des phénomènes d'adaptation, d'examiner brièvement les différences que l'on peut trouver entre quelques-unes de ces formes. Nous limiterons nos comparaisons aux Ichthyosauriens, Plésiosauriens, Mosasauriens et Métriorhynchidés, et nous n'étudierons que sur la structure des membres les répercussions différentes du milieu aquatique.

Dans toutes ces formes, le membre a tendance à diminuer de longueur, cette diminution pouvant présenter une amplitude très variable.

Chez les Plésiosauriens et surtout chez les Métriorhynchidés, les membres montrent une incurvation très nette ; par contre, chez les Ichthyosauriens et les Mosasauriens, ils restent, dans leur ensemble, généralement rectilignes. C'est presque toujours l'humérus et le fémur qui présentent une certaine courbure ; en outre, chez *Geosaurus*, le premier métacarpien est légèrement incurvé (fig. 3).

Dans le plus grand nombre des Ichthyosauriens, le membre antérieur est plus allongé que le postérieur, cependant que la queue est relativement bien développée. Chez les Plésiosauriens, les membres sont relativement longs et la queue courte ; les membres postérieurs sont d'ailleurs un peu plus courts que les antérieurs. Enfin, chez les Mosasauriens, le grand développement de la queue paraît corrélatif d'un raccourcissement très prononcé des membres postérieurs. Les Métriorhynchidés présentent une tout autre disposition ; la queue est très forte, mais le membre postérieur reste bien développé comme dans une forme terrestre ; l'antérieur est au contraire très réduit.

Les Ichthyosauriens, les Plésiosauriens, les Mosasauriens présentent une multiplication des phalanges, aussi bien à la main qu'au pied. Je donne ici les figures d'*Ichthyosaurus quadriscissus*, de *Mosasaurus Lemoinieri*, qui montrent très nette-

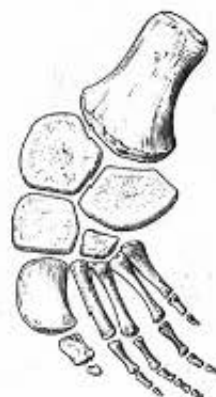


Fig. 3. — Membre antérieur de *Geosaurus suevicus*, d'après Fraas. 2/3 grandeur naturelle.

ment ce phénomène (fig. 4 et 5). Chez les Métriorhynchidés au contraire, et le fait est particulièrement frappant chez *Geosaurus* et *Dacosaurus*, malgré la profonde adaptation de ces formes à la vie aquatique, nous n'observons rien de semblable : le membre postérieur ne présente aucune hyperphalangie, pas plus que le membre antérieur.

Ces variations dans la structure de types adaptés à un même milieu prêtent à quelques observations.

Le Darwinisme et le Lamarckisme ont lié le problème de l'adaptation et celui de l'évolution. Tout le mouvement évolutif serait gouverné par l'adaptation, les trans-

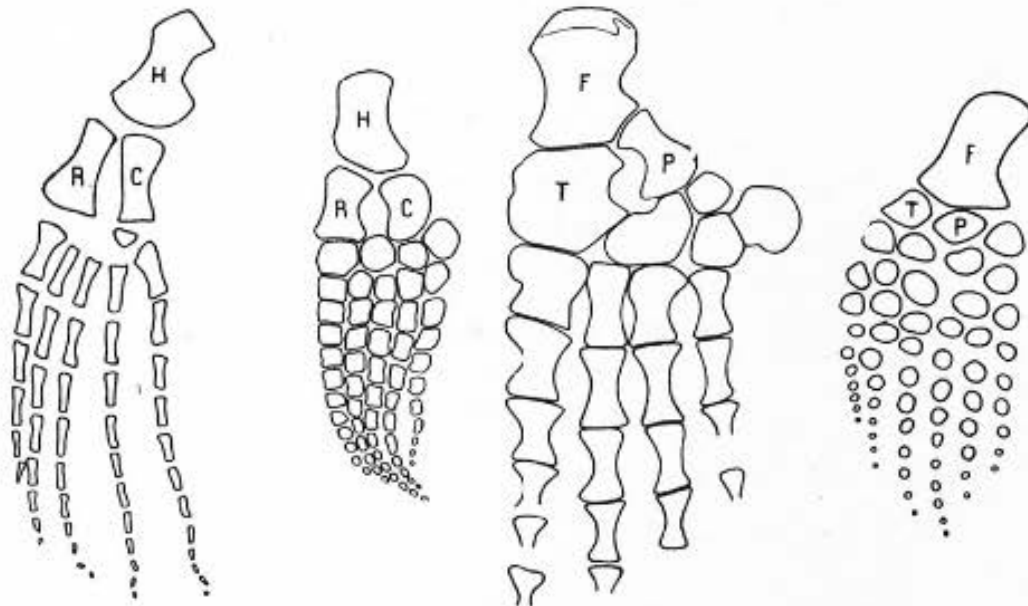


Fig. 4. — Hyperphalangie du membre antérieur de *Mosasaurus* (à gauche) et d'*Ichthyosaurus*.

Fig. 5. — Hyperphalangie du membre postérieur de *Mosasaurus* (à gauche) et d'*Ichthyosaurus*.

formations des êtres devant aboutir à une meilleure insertion du vivant dans la nature. Il doit donc y avoir entre la structure d'un être et ses conditions de vie un rapport étroit, l'un déterminant l'autre, de sorte que, connaissant l'un, on peut déduire l'autre.

Mais l'on sait depuis longtemps, Blainville avait déjà insisté sur ce point, qu'il n'y a pas toujours corrélation entre la structure et le milieu, ou, plus exactement, que, dans un même milieu, peuvent se rencontrer des êtres de structure différente. Le cas des Reptiles marins du Secondaire, comme nous venons de le voir, en est un excellent exemple.

On a parfois voulu trouver dans ce fait la preuve d'une indépendance complète entre le milieu et la structure, la négation de toute adaptation morphologique.

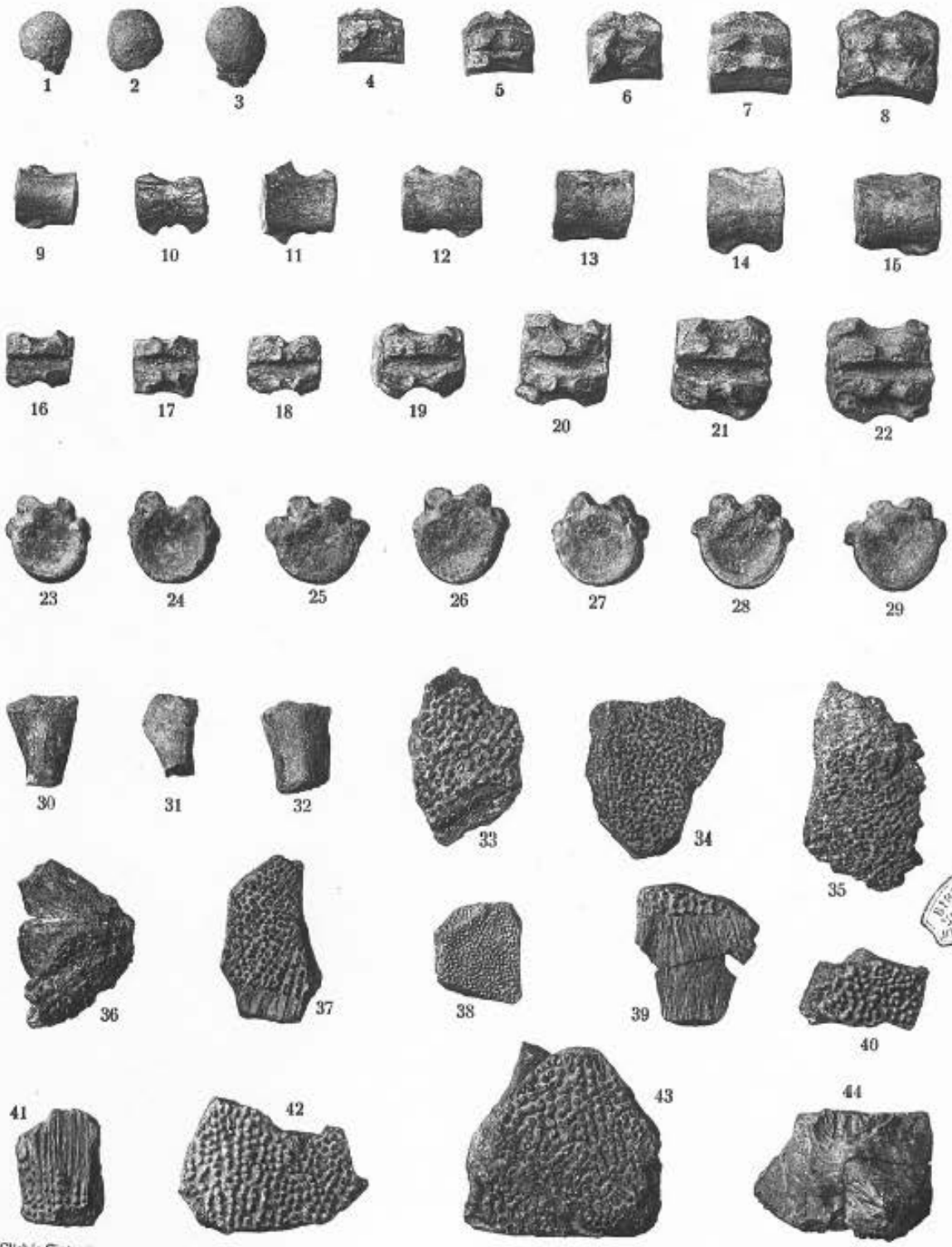
En réalité, les seules conclusions que l'on puisse tirer, c'est que la nécessité d'adaptation n'explique pas le mouvement d'évolution générale des êtres et ne peut qu'éliminer le non adapté; ensuite, que l'existence de plusieurs types différents de vivants dans un milieu donné indique que le problème de l'adaptation peut être résolu de façons diverses: la nature n'est arrêtée, dans ses multiples combinaisons, que par les incompatibilités physiologiques.

AMPHIBIENS ET REPTILES FOSSILES

PLANCHE V

- Fig. 1 à 3. — *PLAGIOSAURUS* sp. — Portions de condyles occipitaux. Grandeur naturelle.
Fig. 4 à 8. — *Id.* — Vertèbres dorsales, vues latéralement. Grandeur naturelle.
Fig. 9 à 15. — *Id.* — Vertèbres dorsales, vues par en dessous. Grandeur naturelle.
Fig. 16 à 22. — *Id.* — Vertèbres dorsales, vues par en dessus. Grandeur naturelle.
Fig. 23 à 29. — *Id.* — Vertèbres dorsales, vues par la face antérieure. Grandeur naturelle.
Fig. 30 à 32. — *Id.* — Fragments d'os longs. Grandeur naturelle.
Fig. 33 à 44. — *Id.* — Fragments de plaques dermiques. Grandeur naturelle.

Ces échantillons font partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Clichés Contract.

Phototypie Catala Frères, Paris.

PLAGIOSAURUS

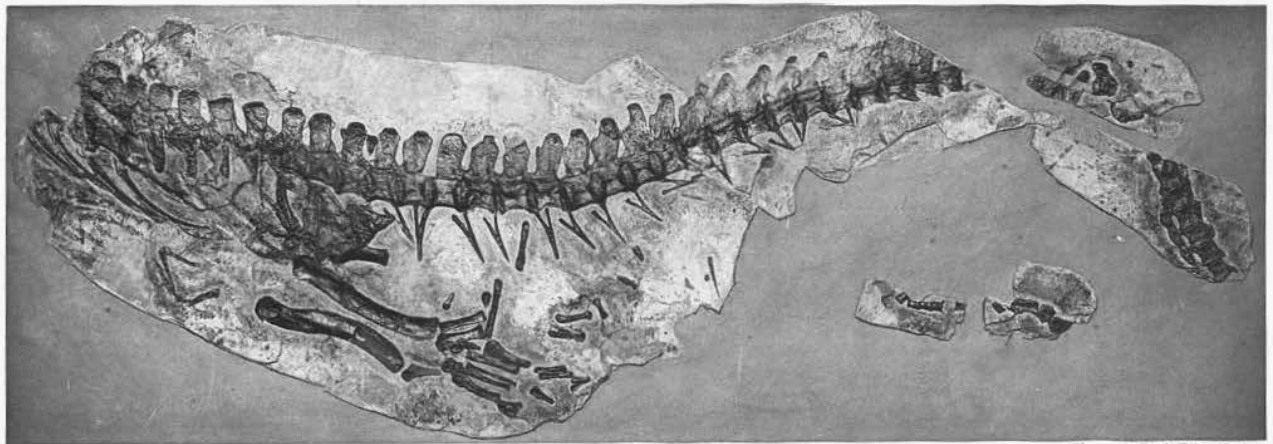
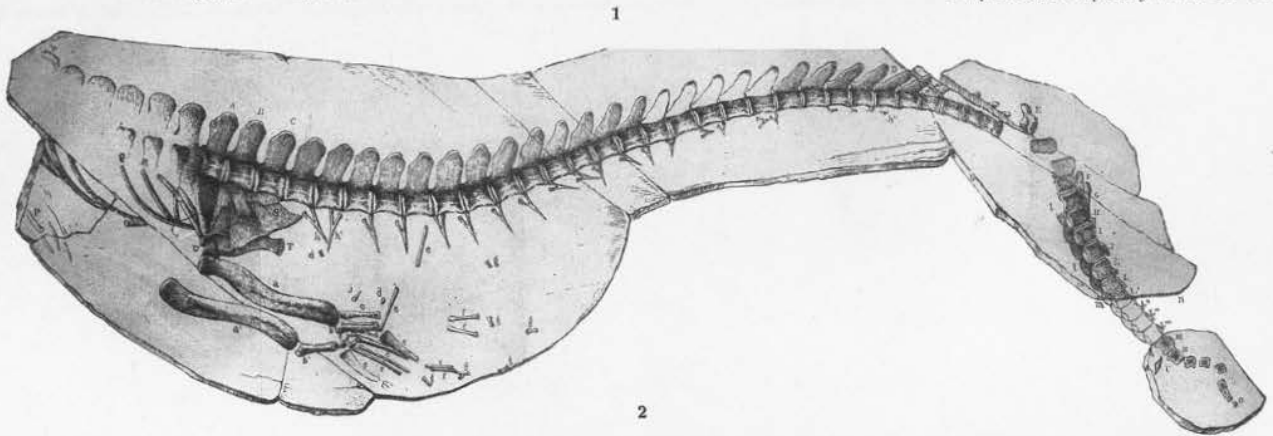
Masson & Cie. Éditeurs.

AMPHIBIENS ET REPTILES FOSSILES

PLANCHE VI

- Fig. 1. — *GEOSAURUS GIGONDARUM*, Raspail. — Reproduction de la lithographie publiée par F. Raspail.
Fig. 2. — *Id.* — Photographie du squelette dans son état actuel. 1/12 de la grandeur naturelle.

Cet exemplaire fait partie des collections de Paléontologie du Muséum.



Cliché Cintract.

Phototypie Catala Frères, Paris.



GEOSAURUS

Masson & Cie, Editeurs.

Source : M-H-N, Paris